动 物 学 研 究 2003, Dec. 24 (6): 407~412 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research

大小等级和大小组合差异对盆养安吉小鲵幼体同种相残率的影响

傅萃长[1]，孙娴斐[1]，王心怡[1]，陈家宽[1,2]，吴纪华[1,3]
(1. 复旦大学 生物多样性与生态工程教育部重点实验室，上海 200433；2. 安徽大学 生命科学院，安徽 合肥 230039)

摘要：用改变安吉小鲵（*Hynobius amjiensis*）幼体大小等级、盆养密度和饵料投放量的实验方法，研究这些生态要素对同种相残（撕咬和吞吃）的影响；同时结合 Fu et al (2003) 的研究，比较了大小组合的差异对同种相残的影响。结果表明，①大小等级、密度与饵料量均显著地影响幼体的被吞吃率：较小个体易被较大个体攻击；低饵料×高密度水平下，3个等级大小幼体的同种相残率都最高。②大小组合的差异显著影响幼体间的同种相残率：不同大小组合的幼体间被吞吃率均显著大于相同大小组合，而被撕咬率反之。这证实了体形大小决定种群同种相残率的理论预测。

关键词：安吉小鲵；大小等级；同种相残
中图分类号：Q959.52；Q958.1 **文献标识码**：A **文章编号**：0254-5853(2003)06-0407-06

Effects of Size Class and Group Size Structure on Cannibalism in Basin-raising Larval Salamanders, *Hynobius amjiensis*

FU Cui-zhang[1], SUN Xian-fei[1], WANG Xin-yi[1], CHEN Jia-kuan[1,2], WU Ji-hua[1,3]
(1. *Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, and Institute of Biodiversity Science, Fudan University, Shanghai* 200433, *China*; 2. *School of Life Sciences, Anhui University, Hefei* 230039, *China*)

Abstract: To detect the effects of size class, population density and food availability on cannibalism, newborns of larval salamanders (*Hynobius amjiensis*) were basin-raised in combinations of the ecological factors. Compared with the results of Fu et al (2003), this study evaluated the effect of group size structure on patterns of intra-specific cannibalism. The results showed that: ①Percent of larvae eaten were significantly influenced by size class, density and food availability. Smaller individuals were susceptible to attack by larger individuals. The highest cannibalism of three size-class larvae appeared in the combination of low-density and high-food availability. ②Group size structure significantly affected intra-specific cannibalism. Overall levels of larvae bitten were lower in groups of different-size individuals than in groups of similar-size individuals, but those of larvae eaten were higher in the formers than in the latters. These supported the theoretical prediction that body size determined the cannibalism of a population.

Key words: *Hynobius amjiensis*; Size class; Cannibalism

几乎所有动植物种群个体的体形大小（body size）都呈现等级差异分布（Smith, 1990; Ziemba et al, 2000）。对动物而言，个体的体形大小决定其食物的需求与获取食物的能力（Marshall & Keough, 1994）。种群内个体对食物资源的使用格局一般处于两个极端：即一方面不同体形大小的个体使用同一种食物资源，使竞争增强，尤其在食物资源缺乏时更甚；另一方面它们通过使用不同的食物资源，使竞争相对减弱（Werner & Gilliam, 1984）。采用何种资源利用策略，或者大个体是否

收稿日期：2003-05-26；接受日期：2003-09-20
基金项目："211 工程" 资助项目
3. 通讯作者（Corresponding author），E-mail: jihuawu@fudan.edu.cn

具竞争优势等，都会对种群动态产生完全不同的结果（Werner & Gilliam，1984）。Persson（1985）认为由于较大的个体需要较多的能量，大个体在相互竞争中取得优势是必要的。对一些物种来说，随个体大小差异的增加，相互的竞争可以转变成同种相残（cannibalism）(Stenhouse et al，1983；Werner & Gilliam，1984)。在一个具同种相残现象的物种中，种内个体的体形大小差异决定了同种相残的程度(Maret & Collins，1994)。同种相残使得大个体通过吞食小个体，获得对小个体而言明显不能获得的更丰富的食物（Fox，1975；Polis，1981)，同时降低了竞争者的密度（Claessen et al，2000)。

在两栖动物的幼体阶段，种内个体间体形大小差异的增大会加剧个体间的竞争与同种相残(Maret & Collins，1994；Ziemba & Collins，1999)。一般认为，吃同类者的体形要大于牺牲者（victims）（Fox，1975；Polis，1981；Elgar & Crespi，1992；Persson，2000)。种内个体间体形大小差异越大，小个体越易受到大个体的攻击（Fox，1975；Polis，1981)。Reques & Tejedo（1996）研究了火蝾螈（*Salamandra salamandra*）幼体密度和体形大小差异对种内相互攻击行为的影响，发现相互攻击行为随体形大小差异的增大而显著增加。在高密度与低饵料的情况下，这种行为会进一步加剧（*Ambystoma macrodactylum*：Wildy et al，2001)。Brunkow & Collins（1998）对老虎蝾螈（*Ambystoma tigrinum nebulosum*）幼体种内相互攻击行为的研究表明，在密度与饵料水平保持一致的情况下，相同体形大小处理组个体间的相互攻击行为高于不同体形组。

我们通过改变密度和饵料量，对安吉小鲵(*Hynobius amjiensis*）相同体形大小幼体同种相残的研究表明，同种相残率受到密度与饵料量的双重制约，高密度×低饵料组合有最大的相残率（Fu et al，2003)。然而，自然条件下安吉小鲵具有相对较长的繁殖期（11月下旬至翌年的3月中下旬）(Gu et al，1999)；一般较先繁殖个体的后代的发育也较早，因此在同一水域生活的幼体具不同大小的体形。假设较早发育的幼体具有较强的竞争优势，它们在食物资源不足的情况下，能够通过吃后繁殖个体的子代，获得完成个体生活史所需要的能量，从而成功地从幼体发育为成熟个体。为了检验是否存在这种情况，本实验设计将3个大小类别的安吉小鲵幼体混养，然后收集不同密度和饵料投放水平下同种相残的数据，并与Fu et al（2003）相同体形大小幼体的有关结果做比较，探讨体形大小异同对同种相残的影响，以期进一步丰富与了解安吉小鲵种群生态学的知识。有关安吉小鲵的生境与生态的基本描述请参阅Gu（1992)、Gu et al（1999）和Fu et al（2003)。

1 材料和方法

1.1 实验材料与饵料

2002年4月5日，在浙江省安吉县境内龙王山自然保护区海拔1 300 m的湿地处采集相似大小的安吉小鲵幼体50条作为大个体的实验材料；同时采集8对安吉小鲵卵胶囊，其中3对处于胚胎发育末期，5对处于胚胎发育中期，基于该地安吉小鲵资源破坏相对严重的情况，每对卵胶囊只取一半，分别作为中等个体与小个体的实验材料。实验材料于2002年4月7日带回实验室。实验饵料为水蚤(*Daphnia* sp.)。

1.2 实验设计及数据收集

实验时间为2002-04-23～2002-05-15。将安吉小鲵按体形大小分成大、中、小3个等级（表1)，体重称量采用精确度为0.001 g的分析天平，头体长和头宽测量采用精确度为0.01 mm的数显游标卡尺。密度与饵料水平包括低密度×低饵料，低密度×高饵料，高密度×低饵料，高密度×高饵料4种组合；每一组合重复3次。实验在12个圆形平底塑料盆中完成，每个塑料盆上口直径为29 cm，下口直径为25 cm，盛水11 L。低密度为7条/盆，其中大个体1条、中等个体2条、小个体4条；高密度为24条/盆，其中大个体4条、中等个体8条、小个体12条。高饵料按动物体重的40%投喂；低饵料按10%投喂。

实验开始前，混合来自8个卵胶囊的幼体及采回的幼体。然后根据上述设计，把安吉小鲵幼体放入塑料盆中，每隔1周换1次水，水温为19～22 ℃；日光灯照明，光照时间为07：00～19：00；每天于10：00投喂1次水蚤，投喂前清除垃圾。每隔1周对整盆的动物称重1次，根据体重调整投喂的饵料量。

同种相残以相互撕咬和吞吃两种情况表示。相互撕咬是指幼体失去脚、脚指、尾巴或鳃。吞吃是指幼体被其他个体整个吞食。被撕咬率以每条安吉小

鲵受到伤害次数的均值表示，被吞吃率以每个塑料盆中幼体丢失的百分比表示(Wildy et al,2001)。实验结束后，记录幼体相互撕咬和吞吃的情况。

2 结　果

2.1 大小等级对同种相残率的影响

大小等级、密度和饵料水平均显著影响安吉小鲵幼体的被吞吃率（表 2）。高饵料水平下，大小等级和密度亦均显著影响安吉小鲵幼体的被撕咬率（大小等级：$F_{2,15} = 7.80$，$P < 0.01$；密度：$F_{1,16} = 18.82$，$P < 0.01$），其中两种密度被撕咬率均为小个体最大、中等个体次之、大个体最小；在低密度时，小个体的被撕咬率显著大于中等个体和大个体的（$t = -4.20$；$df = 7$；$P < 0.01$），但后两者之间的被撕咬率无差异，而且三者之间的被吞吃率也无差异；在高密度时，三个等级个体之间的被撕咬

表 1　安吉小鲵 3 个等级幼体在实验初始时身体指标的测量值（平均值 ± 标准误）
Table 1　Initial values of body index for larval salamanders (*Hynobius amjiensis*) of three size classes (mean ± *SE*)

大小等级 Size class	体重 Body weight (g)	头体长[1] Snout-vent length (mm)	头宽[2] Head width (mm)
大 Large	0.55 ± 0.01	17.91 ± 0.03	7.53 ± 0.12
中 Middle	0.27 ± 0.01	13.30 ± 0.14	6.47 ± 0.09
小 Small	0.14 ± 0.01	9.53 ± 0.08	4.70 ± 0.04

[1]头体长指吻端至肛孔后缘的长度（Snout-vent length is a distance from anterior tip of snout to posterior margin of vent）；
[2]头宽指头部左右两侧之间的最大距离（Head width is a maximum width across dorsal surface of head）。

表 2　不同饵料和密度水平盆养安吉小鲵不同大小等级幼体的相互撕咬和吞吃情况（平均值 ± 标准误，$n = 3$）
Table 2　Biting and cannibalizing of basin-raising larval salamanders (*Hynobius amjiensis*) of different size classes with different food availability and density (mean ± *SE*, $n = 3$)

处理 Treatment				
饵料水平 Food level	密度水平 Density level	大小等级 Size class	被撕咬率 Bitten (%)	被吞吃率 Eaten (%)
高 High (40% of BW[1])	高 High (24/盆)	大 Large	0.92 ± 0.29	0
		中 Middle	1.00 ± 0.21	0
		小 Small	1.82 ± 0.23	38.77 ± 0.10
	低 Low (7/盆)	大 Large	0	0
		中 Middle	0.17 ± 0.17	0
		小 Small	0.97 ± 0.26	8.33 ± 8.33
低 Low (10% of BW)	高 High (24/盆)	大 Large	3.17 ± 1.31	0
		中 Middle	3.51 ± 0.50	20.83 ± 5.89
		小 Small	—	100 ± 0.00
	低 Low (7/盆)	大 Large	0.33 ± 0.33	0
		中 Middle	1.83 ± 0.33	0
		小 Small	0.33 ± 0.33	83.33 ± 8.33
ANOVA (*F*-value)[2]				
饵料 Food			—	96.00**
密度 Density			—	19.96**
大小等级 Size class			—	189.64**

[1]BW = body weight；[2]** $P < 0.01$。

率无差异，但小个体的被吞吃率显著大于中等个体和大个体的（$t=-5.90$；$df=7$；$P<0.01$）。低饵料水平下，高密度时小个体全部被吞吃，低密度的吞吃率也高达83.33%，两种密度下小个体的被吞吃率均显著大于中等个体和大个体的（高密度：$t=-15.27$，$df=7$，$P<0.01$；低密度：$t=-12.20$，$df=7$，$P<0.01$）。

2.2 大小组合差异对同种相残率的影响

大小组合、密度和饵料水平均显著影响安吉小鲵幼体间的相互撕咬和吞吃（表3）。4种饵料×密度水平下，不同大小组合幼体间的被撕咬率均小于相同大小组合的，而不同大小组合幼体间的被吞吃率均高于相同大小组合的。其中，低饵料×高密度水平下两种组合幼体间的被撕咬率差异显著（$t=-2.78$，$df=6$，$P<0.03$），其他3种饵料×密度水平下则差异不显著；高饵料×低密度水平下两种组合幼体间的被吞吃率差异不显著，而其他3种饵料×密度水平下差异均显著（高饵料×低密度：$t=13.99$，$df=6$，$P<0.01$；高饵料×低密度：$t=5.98$，$df=6$，$P<0.01$；高饵料×高密度：$t=5.37$，$df=6$，$P<0.01$）。同时，低饵料×高密度水平下，不同大小组合的幼体均有最高的被撕咬率和被吞吃率。

3 讨 论

本实验结果表明，安吉小鲵幼体的同种相残（相互撕咬与吞吃）程度随其体形大小差异的增加而增加。这与对火蝾螈（*S. salamandra*）的研究结果一致：幼体之间体形大小差异的增大会加剧种内的竞争及同种相残（Ziemba & Collins，1999）；幼体的相对大小差异显著地影响种内相互攻击的行为，大个体攻击较小个体的次数与较小个体的体形大小呈正相关（Reques & Tejedo，1996）。显然种内体形大小差异越大，小个体越易受到大个体的攻击（Fox，1975；Polis，1981）。

安吉小鲵的小个体在4种饵料×密度水平下都有被吞吃的情况，尤其在低饵料×高密度时100%被吞吃，即使在本实验最好的条件（高饵料×低密度）下也有8%的被吞吃率；而大个体除了少量被撕咬外，无一被吞吃；中等个体也只在本实验最差

表3 不同饵料和密度水平下盆养安吉小鲵不同大小组合（$n=3$）与相同大小组合幼体（$n=5$）的相互撕咬和吞吃情况（平均值±标准误）

Table 3 Biting and cannibalizing of basin-raising larval salamanders (*Hynobius amjiensis*) of the different ($n=3$) and the similar ($n=5$) size groups with different food availability and density (mean ± *SE*)

处理 Treatment			被撕咬率 Bitten (%)	被吞吃率 Eatten (%)
饵料水平 Food level	密度水平 Density level	大小组合 Size combination[1]		
高 High (40% of BW[2])	高 High (24/盆)	不同大小 Different size	1.19±0.15	19.40±4.95
		相同大小 Similar size	1.63±0.23	0.83±0.83
	低 Low (7/盆)	不同大小 Different size	0.60±0.13	4.67±4.67
	低 Low (8/盆)	相同大小 Similar size	1.05±0.18	0
低 Low (10% of BW)	高 High (24/盆)	不同大小 Different size	3.20±0.36	57.00±1.47
		相同大小 Similar size	4.86±0.40	24.32±3.42
	低 Low (7/盆)	不同大小 Different size	1.28±0.15	57.00±1.47
	低 Low (8/盆)	相同大小 Similar size	2.33±0.50	0
ANOVA (F-value)[3]				
饵料 Food			52.85**	97.10**
密度 Density			32.39**	17.64**
大小组合 Size combination			13.14**	107.29**

[1] 相同大小组合的数据来自 Fu et al，2003（The data of the similar size from Fu et al，2003）；

[2] BW = body weight；

[3] ** $P<0.01$。

的条件（低饵料×高密度）下才有被吞吃的现象。这一结果表明，吃同类者的体形一般大于牺牲者的体形（Fox, 1975; Polis, 1981; Elgar & Crespi, 1992; Persson, 2000）。

本研究亦发现大小组合显著地影响安吉小鲵幼体间的相互撕咬与吞食。4种饵料×密度处理中，不同大小组合幼体间的撕咬率均小于相同大小组合。该结果与 Brunkow & Collins（1998）对老虎蝾螈的研究结果一致：在同一密度与饵料水平的情况下，相同大小组合的幼体表现出高于不同大小组合的种内相互攻击行为。安吉小鲵幼体间吞吃率与撕咬率的结果相反，即不同大小组合幼体的被吞吃率均大于相同大小组合。考虑到吞吃比撕咬的相残程度更高，因此该结果暗示随个体大小差异的增加，相互的竞争将转变成同种相残的现象，符合 Stenhouse et al（1983）和 Werner & Gilliam（1984）的说法。尽管不同大小组合的撕咬率小于相同大小组合的，但该比例较小，与吞吃率合并后，仍表现出不同大小组合大于相同大小组合，这表明随体形大小差异的增加，种群的同种相残率也增加，支持 Maret & Collins（1994）的结论：个体的体形大小差异对同种相残有正面作用。

一些研究表明在高密度情况下个体平均饵料获得量成为种内竞争的主要限制因子（Smith, 1983; Newman, 1987; Maret & Collins, 1994）。而高密度低饵料情况下种内的竞争进一步增强，从而增加相互撕咬和吞吃的程度（Maret & Collins, 1994）。本研究亦表明低饵料×高密度处理组幼体间相互撕咬和吞吃的程度最高。Wildy et al（2001）对长趾钝口螈（*A. macrodactylum*）的研究也观察到了类似的现象，并认为饥饿水平和个体大小差异的增加是导致低饵料×高密度幼体间相互撕咬和吞吃程度显著增加的原因。

本实验基本验证了我们的假设：先繁殖个体的子代（或者说先发育的幼体）具有较高的优势，会吃后繁殖个体的子代，尤其在食物缺乏的情况下，弱肉强食的情况更为剧烈。当然，Nyman et al（1993）也指出，尽管先繁殖个体的子代能获得某些优势，但同时也受到更多的、不确定的生境变化因素的负面影响。如2003年2月我们在浙江省临安市清凉峰国家级自然保护区泥碳藓湿地就观察到安吉小鲵两对卵胶囊中发育到末期的受精卵已经死亡，分析后认为，可能是温度突然升高促使较早繁殖个体的受精卵提前发育，然后又遇到温度突然降低致其死亡。

Claessen et al（2000）认为种内竞争与同种相残通过影响个体生长率相互干预。种内竞争通过减少个体生长率，从而阻止一个个体在达到足够大时成为吃同类者（cannibals）（Botsford, 1981; Post et al, 1999）；而同种相残通过导致种内死亡率增加，减少种内竞争，从而增加个体生长率，促使成活者成为吃同类者（Polis, 1981）。此外，Michimae & Wakahara（2001）对小鲵（*H. retardatus*）幼体的研究表明，亲缘关系（kinship）也显著地影响同种相残的程度。因此，开展安吉小鲵不同大小幼体生长率，以及亲缘关系在幼体生长及同类相残中的作用的研究，对了解其幼体在生长发育期间的相互关系，探索种群在野外生境中幼体阶段的种群动态，并揭示其生物学内涵，均是十分有意义的工作。

致谢：感谢杭州师范学院生物系顾辉清教授、楼信权高级工程师协助采集实验材料。

参考文献：

Botsford LW. 1981. The effects of increased individual growth rates on depressed population size [J]. *Am. Nat.*, **117**: 38-63.

Brunkow PE, Collins JP. 1998. Group size structure affects patterns of aggression in larval salamanders [J]. *Behav. Ecol.*, **9**: 508-514.

Claessen D, de Roos AM, Persson L. 2000. Dwarfs and giants: Cannibalism and competition in size-structured populations [J]. *Am. Nat.*, **155**: 219-237.

Elgar MA, Crespi BJ. 1992. Cannibalism: Ecology and Evolution Among Diverse Taxa [M]. Oxford: Oxford University Press.

Fox LR. 1975. Cannibalism in natural populations [J]. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **6**: 87-106.

Fu CC, Rao R, Wu JH, Chen JK, Lei GC. 2003. Effects of density and food availability on growth and cannibalism in basin-raising larval salamanders (*Hynobius amjiensis*) [J]. *Zool. Res.*, **24** (3): 186-190. [傅萃长，饶 韧，吴纪华，陈家宽，雷光春. 2003. 密度和饵料投放量对安吉小鲵幼体生长与同种相残率的影响. 动物学研究，**24** (3): 186-190.]

Gu HQ. 1992. A new species of *Hynobius*: *Hynobius amjiensis* [A]. In: The China Zoological Society. Zoological Studies in China [M]. Beijing: Chinese Forestry Publishing House. 39-43. [顾辉清. 1992. 小鲵属一新种——安吉小鲵. 见：中国动物学会. 中国动物科学研究. 北京：中国林业出版社. 39-43.]

Gu HQ, Ma XM, Wang J, Du ZH, Lou XQ. 1999. Research on population number and dynamics of *Hynobius amjiensis* [J]. *Sichuan J. Zool.*, **18**: 104-106. [顾辉清，马小梅，王

珏，杜振华，楼信权．1999．安吉小鲵种群数量和数量动态的研究．四川动物，**18**：104－106．]

Maret TJ, Collins JP. 1994. Individual responses to population size structure: The role of size variation in controlling expression of a trophic polyphenism [J]. *Oecologia*, **100**: 279－285.

Marshall PA, Keough MJ. 1994. Asymmetry in intraspecific competition in the limpet *Cellana tramoserica* (Sowerby) [J]. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **177**: 121－138.

Michimae H, Wakahara M. 2001. Factors which affect the occurrence of cannibalism and the broad-headed "cannibal" morph in larvae of the salamander *Hynobius retardatus* [J]. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **50**: 339－345.

Newman RA. 1987. Effects of density and predation on *Scphiopus couchii* tadpoles in desert ponds [J]. *Oecologia*, **71**: 301－307.

Nyman S, Wilkinson RF, Hutcherson JE. 1993. Cannibalism and size relations in a cohort of larval ringed salamanders (*Ambystoma annulatum*) [J]. *J. Herpetol.*, **27**: 78－84.

Persson L. 1985. Asymmetrical competition: Are larger animals competitively superior [J]. *Am. Nat.*, **126**: 261－266.

Persson L. 2000. Cannibalism and competition in Eurasian perch: Population dynamics of an ontogenetic omnivore [J]. *Ecology*, **61**: 1058－1071.

Polis GA. 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation [J]. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **12**: 225－251.

Post JR, Parkinson EA, Johnston NT. 1999. Density-dependent processes in structured fish populations: Interaction strengths in whole-lake experiments [J]. *Ecol. Monog.*, **69**: 155－175.

Reques R, Tejedo M. 1996. Intraspecific aggressive behaviour in fire salamander larvae (*Salamandra salamandra*): The effects of density and body size [J]. *Herpetol. J.*, **6**: 15－19.

Smith DC. 1983. Factors controlling tadpole populations of the chorus frog (*Pseudacris triseriata*) on Isle Royae, Michigan [J]. *Ecology*, **64**: 501－510.

Smith CK. 1990. Effects of variation in body size on intraspecific competition among larval salamanders [J]. *Ecology*, **71**: 1777－1788.

Stenhouse S, Hairston NG, Cobey AE. 1983. Predation and competition in *Ambystoma larvae*: Field and laboratory experiments [J]. *J. Herpetol.*, **17**: 210－220.

Werner E, Gilliam JF. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations [J]. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **15**: 393－425.

Wildy EL, Chivers DP, Kiesecker JM, Blaustein AR. 2001. The effects of food level and conspecific density on biting and cannibalism in larval long-toed salamanders (*Ambystoma macrodactylum*) [J]. *Oecologia*, **128**: 202－209.

Ziemba RE, Collins JP. 1999. Development of size structure in tiger salamanders: The role of intraspecific interference [J]. *Oecologia*, **120**: 524－529.

Ziemba RE, Myers MT, Collins JP. 2000. Foraging under the risk of cannibalism leads to divergence in body size among tiger salamander larvae [J]. *Oecologia*, **124**: 225－231.